

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ СОВМЕСТИМОСТИ РАЗНЫХ ФОРМ СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД. I. СКРЕЩИВАНИЕ ДИТИЛЕНХОВ ЛУКА, ЗЕМЛЯНИКИ И КЛЕВЕРА

Н. М. Ладыгина

Научно-исследовательский институт биологии Харьковского университета

Было проведено скрещивание стеблевых нематод из лука, земляники и красного клевера. Во всех шести комбинациях родительских пар получено плодовитое потомство (F_1), хотя гибриды из красного клевера и земляники размножались слабее родительских форм. Встречались единичные случаи аномалий главным образом формы хвоста. Необходимо исследование гибридов последующих поколений.

Стеблевые нематоды поражают свыше 400 видов культурных, сорных и дикорастущих растений, причиняя значительный ущерб сельскому хозяйству и цветоводству. Ранее их относили к одному виду — *Ditylenchus dipsaci*, Kühn, объединявшему ряд специализированных по питанию рас. В настоящее время общепризнанно, что этот вид является сборным: уже описано несколько новых видов стеблевых нематод, однако самостоятельность некоторых из них оспаривается из-за отсутствия достаточных обоснований. В связи с актуальностью разработки систематики этой группы фитогельминтов в последние годы начаты исследования по выяснению физиологической совместимости разных форм дитиленхов. Штурхан (Sturhan, 1964, 1966) скрещивал стеблевых нематод кормовой свеклы, люцерны, красного клевера, ржи, лука, флоксов, валерианы, ворсянки и наперстянки. Плодовитое потомство получил в 14% опытов в 19 комбинациях, в том числе в пяти реципрокных, а именно: при скрещивании ржаной расы с овсяной, свекловичной, луковой, красноклеверной (двух штаммов А и В), люцерновой, флоксовой, ворсянковой, наперстянковой и валериановой расами; клеверной расы с люцерновой и валериановой; овсяной со свекловичной (штаммом В из кормовой свеклы) и валериановой. Автор приходит к выводу о единстве вида *D. dipsaci* при наличии внутривидовой дифференциации. Эрикссон (Eriksson, 1965), получив фертильные гибриды от стеблевых нематод красного клевера и люцерны, считает, что скрещиваемость между этими расами свидетельствует о принадлежности их к одному виду. Такой же точки зрения придерживается Уэбстер (Webster, 1967), скрещивавший дитиленхов люцерны, красного и белого клеверов, овса, нарциссов и тюльпанов. В его опытах получено плодовитое потомство при скрещивании люцерновой и красноклеверной рас с нарциссовой (реципрокно); самцов из красного клевера с самками из овса и люцерны; самцов из нарциссов с самками из овса и белого клевера; самцов из люцерны с самками из белого клевера и овса; самцов из овса с самками из красного клевера и нарциссов; самцов из тюльпанов с самками из овса, но полученные в этих комбинациях гибридные особи оказались стерильными.

Литературные данные по скрещиванию стеблевых нематод лука, земляники и красного клевера нам неизвестны. Значительное распростра-

ние этих форм дитиленхов в СССР, большой вред и отсутствие четких морфологических отличий между ними послужили основанием для данной работы, выполненной в 1966—1967 гг.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В опыты брали стеблевых нематод лука, земляники и клевера, развившихся в луковичах лука. Скрещивали по 10—20 личинок-самок одной формы с 20—30 самцами другой формы (реципрокно). В каждой из шести комбинаций и в контрольных опытах было не менее трех повторностей (3—8). Сроки анализов приурочивали ко времени развития личинок II—III возраста первой генерации. Плодовитость гибридных особей выясняли путем пересадки личинок F_1 в незараженные луковичи и дальнейшим наблюдением за их развитием и размножением. Измеряли половозрелых самок исследуемых форм дитиленхов из популяций, развившихся в исходных растениях-хозяевах и в общем растении-хозяине (луке), а также гибридных самок от реципрокного скрещивания. Полученные для каждой популяции данные подвергали детальной статистической обработке в целях выяснения их значимости. Часть нематод из каждой популяции фиксировали в ТАФ, часть просветляли в глицерине и готовили постоянные препараты. Реципрокные гибриды сравнивали по морфометрическим и анатомо-морфологическим признакам между собой и с родительскими формами, развившимися как в общем, так и в исходных растениях-хозяевах. Сравнение морфометрических признаков также сопровождалось статистической обработкой цифрового материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Проведено 47 экспериментов, из них 13 контрольных. 5 опытов оказались неудачными: в двух была нарушена стерильность и луковичи сгнили почти полностью; в трех, заложенных в середине июля 1966 г., нематоды не размножались вследствие высокой температуры (больше 30°), державшейся днем на протяжении июля—августа, так что луковичи лука-севка к концу опыта засохли. В остальных сериях экспериментов наблюдалось реципрокное скрещивание дитиленхов во всех взятых нами комбинациях.

Скрещивание стеблевых нематод лука (Л) и земляники (З). Проведено 16 опытов: 8 в комбинации $\varnothing \text{Л} \times \delta \text{Л}$ и 8 в обратном сочетании — $\varnothing \text{Л} \times \delta \text{З}$. Только 1 опыт был неудачен вследствие загнивания луковичи, в остальных нематоды скрещивались и давали плодовитое потомство. По численности гибридные популяции почти не отличались от контрольных. Все морфометрические данные для каждой из сравниваемых групп дитиленхов в отдельности оказались значимыми (вероятность случайности $P < 0.02$), они приведены в табл. 1. Здесь же даны результаты сравнения разных популяций. Стеблевые нематоды лука и земляники, развившиеся в исходных растениях-хозяевах, отличаются друг от друга по длине тела, индексам β , α , γ , ϵ и расположению метакорпального бульбуса пищевода относительно переднего конца тела (различия значимые). В сравнении с дитиленхом земляники луковая нематода длиннее, а относительные величины пищевода, хвоста, расстояний от переднего конца тела до выделительной поры и желудочка метакорпального бульбуса у нее меньше, что находится в соответствии с выявленной нами у стеблевых нематод общей закономерностью, заключающейся в уменьшении относительных размеров «периферических» частей тела при увеличении длины тела (Ладыгина, 1967). Эти различия сохраняются и в случае развития стеблевых нематод земляники в луке.

Гибридные популяции, полученные от реципрокного скрещивания, не отличаются друг от друга. Они занимают промежуточное между родительскими формами положение по длине тела, хвоста и пищевода, а также по расположению выделительной поры и метакорпального буль-

буса пищевода относительно переднего конца тела. Причем, по одним признакам гибриды проявляют больше сходства с луковой нематодой (см. индексы β , ε и отношение длины тела к расстоянию от переднего конца тела до желудка метакорпального бульбуса пищевода), по другим — с дитиленхом земляники (индекс γ). По некоторым признакам гибридные популяции существенно отличаются от обеих родительских форм. Так, гибридные самки толще, вульварная щель расположена у них ближе к заднему концу тела, относительные размеры задней матки больше, что, очевидно, связано с усилением развития половой системы. Гонада у половозрелых гибридных самок обычно с петлями разных размеров и формы, часто заходит вперед за пищеводные железы, у многих особей вплоть до нервного кольца. Однако эти черты строения половой трубки характерны и для родительских форм, особенно для стеблевой нематоды земляники из популяций, развившихся как в землянике, так и в луке.

С к р е щ и в а н и е д и т и л е н х о в л у к а и к л е в е р а (КЛ). Проведено 9 опытов: 6 в комбинации $\varphi\text{КЛ} \times \delta\text{Л}$ и 3 в обратном сочетании — $\varphi\text{Л} \times \delta\text{КЛ}$. Два опыта, по одному в каждой серии, поставленные в середине июля 1966 г., оказались неудачными, так как нематоды не размножались из-за неблагоприятных условий температуры и влажности; в остальных получено плодовитое потомство. Численность гибридных популяций почти не отличалась от численности нематод в контрольных опытах, за исключением двух случаев. В одной луковице сильно размножились клещи, в другой разрослась плесень, что существенно ослабило размножение гельминтов. Морфометрические данные по каждой группе дитиленхов в отдельности оказались значимыми. Гибриды между самками луковой нематоды и самцами клеверного дитиленха не промерялись. Результаты сравнения разных групп стеблевых нематод приведены в табл. 2.

По морфометрическим признакам обе популяции клеверного дитиленха близки к луковой нематоды, отличаясь лишь по расположению выделительной поры, размерам пищевода и задней матки. У луковой нематоды выделительная пора находится относительно ближе к переднему концу тела, а пищевод и поствульварный мешок относительно короче, чем у клеверного дитиленха. Обе родительские формы довольно крупные, значимых отличий в их длине тела не выявлено. Поэтому гибридные особи под влиянием гетерозиса оказались крупнее родителей. Гибриды между самками клеверного дитиленха и самцами луковой нематоды существенно отличаются от родительских форм почти по всем приведенным в табл. 2 признакам, кроме размеров хвоста. Отметим, что и в данном случае у гибридных самок, так же как и у самок, полученных от скрещивания стеблевых нематод лука и земляники, относительные величины ширины тела, длины задней матки и расстояния от переднего конца тела до вульварной щели больше, чем у родительских особей. Однако различия по этим признакам между луковой нематодой и гибридами, полученными от скрещивания стеблевых нематод лука и земляники, больше, чем между луковой нематодой и гибридами, полученными от скрещивания дитиленхов лука и клевера. Вероятно, это можно объяснить сходством родителей и крупными размерами гибридов в случае скрещивания дитиленхов лука и клевера, а также тем, что у клеверного дитиленха по сравнению со стеблевой нематодой земляники половая трубка, как правило, прямая, петли встречаются редко. В этой связи у гибридов между дитиленхами клевера и лука отмеченные черты строения гонады выражены значительно слабее, чем у гибридов между стеблевыми нематодами земляники и лука.

С к р е щ и в а н и е д и т и л е н х о в к л е в е р а и з е м л я н и к и велось в 9 экспериментах, из них 5 было с комбинацией $\varphi\text{З} \times \delta\text{КЛ}$, 3 — $\varphi\text{КЛ} \times \delta\text{З}$. В двух опытах, по одному в каждой серии, нематоды не размножились из-за жары и гнили, в остальных получено плодовитое потомство, однако личинок второй генерации (F_2) было мало, несмотря на то что численность гибридных популяций F_1 приближалась

Т а б

Сравнение стеблевых нематод лука, земляники и их

Сравниваемые группы дитиленхов	Количество особей	Средние и крайние варианты; вероятность случайности		
		длина тела (в мк)	α	β
Луковый в луке	50	1499 (1323—1701)	39.7 (35—46)	7.8 (6.9—8.4)
Земляничный в землянике	36	1456 (1302—1575)	39.2 (32—47)	7.2 (6.5—7.9)
Земляничный в луке	25	1451 (1302—1596)	39.0 (34—44)	7.2 (5.9—8.5)
Гибриды от ♀З и ♂Л	25	1463 (1197—1596)	36.5 (31—41)	7.6 (6.0—8.6)
Гибриды от ♀Л и ♂З	25	1459 (1323—1659)	36.0 (32—41)	7.7 (6.9—8.9)
Луковый из лука и землянич- ный из земляники		$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$
Луковый из лука и земля- ничный из лука		$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$
Луковый из лука и гибриды от ♀З и ♂Л		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s < 0.02$
Луковый из лука и гибриды от ♀Л и ♂З		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$
Земляничный из лука и гиб- риды от ♀З и ♂Л		$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.002$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s > 0.1$
Земляничный из лука и гиб- риды от ♀Л и ♂З		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s < 0.02$
Гибриды от ♀З и ♂Л и гиб- риды от ♀Л и ♂З		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$

Т а б

Сравнение стеблевых нематод лука, клевера и их

Сравниваемые группы дитиленхов	Количество особей	Средние и крайние варианты; вероятность		
		длина тела (в мк)	α	β
Луковый из лука	50	1499 (1323—1701)	39.7 (35—46)	7.8 (6.9—8.4)
Клеверный из клевера	15	1455 (1218—1617)	40.0 (31—49)	7.2 (6.5—8.2)
Клеверный из лука	25	1479 (1260—1617)	40.0 (31—46)	7.4 (6.9—8.2)
Гибриды от ♀КЛ и ♂Л	25	1614 (1428—1827)	38.0 (34—44)	8.4 (7.6—9.4)
Луковый из лука и клевер- ный из клевера		$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$
Луковый из лука и гибриды между ♀КЛ и ♂Л		$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.002$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$
Клеверный из лука и гибриды между ♀КЛ и ♂Л		$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s \geq 0.2$
Луковый из лука и клевер- ный из лука		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$

лица 1

гибридов (F_1) по морфометрическим признакам самок

для средних ($P_{\bar{x}}$) и дисперсий (P_s) по следующим признакам:				
γ	ϵ	отношение длины тела к расстоянию от переднего конца тела по средине метакорпального бульбуса	V%	отношение длины задней матки к расстоянию V-терминус (в %)
18.3 (16.7—21.0)	10.6 (9.6—12.1)	20.8 (17.3—22.6)	82 (80—85)	29 (20—38)
17.5 (15.5—20.1)	9.5 (8.9—10.9)	20.0 (17.1—22.5)	82 (79—86)	30 (25—42)
16.4 (15.1—18.8)	9.8 (8.8—10.6)	18.9 (15.9—21.3)	81 (80—83)	32 (23—39)
17.4 (14.3—21.3)	9.9 (8.8—10.8)	20.2 (16.2—21.8)	83 (81—84)	36 (30—42)
17.0 (14.9—20.7)	10.0 (9.2—11.3)	20.4 (17.7—23.2)	83 (82—84)	36 (27—42)
$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} = 0.02$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} \geq 0.05$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} \leq 0.02$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$0.02 < P_{\bar{x}} < 0.05$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.02$
$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$0.02 < P_{\bar{x}} < 0.05$ $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$

лица 2

гибридов (F_1) по морфометрическим признакам самок

случайности для средних ($P_{\bar{x}}$) и дисперсий (P_s) по признакам				
γ	ϵ	отношение длины тела к расстоянию от переднего конца тела до средине метакорпального бульбуса	V%	отношение длины задней матки к расстоянию V-терминус (в %)
18.3 (16.7—21.0)	10.6 (9.6—12.1)	20.8 (17.3—22.6)	82 (80—85)	29 (20—38)
18.2 (14.5—20.2)	10.0 (9.4—10.4)	20.6 (18.0—23.8)	82 (80—84)	31 (23—38)
18.5 (16—23)	9.7 (9.1—10.6)	20.0 (18.2—22.8)	82 (80—84)	32 (25—40)
18.1 (16.2—21.8)	10.5 (9.6—11.0)	22.3 (19.8—25.7)	83 (80—85)	35 (27—42)
$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.02$ $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}}$ и $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$

Сравнение стеблевых нематод земляники, клевера и их

Сравниваемые группы дитиленхов	Количество особей	Средние и крайние варианты; вероятность		
		длина тела (в мк)	α	β
Клеверный из клевера	15	1455 (1218—1617)	40 (31—49)	7.2 (6.5—8.2)
Земляничный из земляники	36	1456 (1302—1575)	39 (32—47)	7.2 (6.5—7.9)
Земляничный из лука	25	1451 (1302—1596)	39 (34—44)	7.2 (5.9—8.5)
Клеверный из лука	25	1479 (1260—1617)	40 (31—46)	7.4 (6.9—8.2)
Гибриды между ♀З и ♂КЛ	7	1539 (1428—1743)	39 (36—43)	7.8 (6.9—8.4)
Гибриды между ♀КЛ и ♂З	6	1489 (1449—1554)	41 (40—43)	7.1 (6.5—8.0)
Клеверный из клевера и земляничный из земляники		$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$
Клеверный из лука и земляничный из лука		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_x \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s = 0.02$
Клеверный из лука и гибриды между ♀КЛ и ♂З		$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$
Клеверный из лука и гибриды между ♀З и ♂КЛ		$P_x \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$
Земляничный из лука и гибриды между ♀КЛ и ♂З		$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_x \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$
Гибриды от ♀З и ♂КЛ с гибридами между ♀КЛ и ♂З		$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} > 0.02$ $P_s > 0.1$
Земляничный из лука и гибриды между ♀З и ♂КЛ		$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$

к контрольной, особенно в комбинации ♀КЛ × ♂З. Все морфометрические данные для каждой из сравниваемых групп дитиленхов значимы, хотя по гибридным популяциям промерено только по 6—7 самок, так как большинство особей было непригодно для измерений по недосмотру. Результаты сравнения разных групп дитиленхов приведены в табл. 3.

Дитиленхи клевера и земляники, развившиеся как в исходных, так и в общем растениях-хозяевах, почти не отличаются друг от друга. Значимые различия выявлены только по индексу ϵ между стеблевыми нематодами земляники и клевера из исходных растений-хозяев и по индексу γ между дитиленхами земляники и клевера, развившимися в луке. Гибриды от реципрокного скрещивания отличаются друг от друга по расположению выделительной поры и метакорпального бульбуса пищевода относительно переднего конца тела. У гибридных особей, полученных от скрещивания ♀З × ♂КЛ, относительные величины расстояний от переднего конца тела до выделительной поры и метакорпального бульбуса пищевода меньше по сравнению с гибридами между ♀КЛ × ♂З. От родительских форм гибридные популяции отличаются расположением выделительной поры и метакорпального бульбуса пищевода относительно переднего конца тела. Однако, несмотря на значимость выявленных по этим признакам различий, нет твердой уверенности в их объективности ввиду малочисленности выборок гибридов.

Среди гибридных популяций, полученных от скрещивания родительских пар во всех взятых нами комбинациях, встречались единичные особи с морфологическими аномалиями, касающимися в основном формы

лица 3

гибридов (F_1) по морфометрическим признакам самок

случайностей для средних ($P_{\bar{x}}$) и дисперсий (P_s) по признакам

γ	ϵ	отношение длины тела к расстоянию от переднего конца тела до середины метакорпального бульбуса	V%	отношение длины задней матки к расстоянию V-терминус (в %)
18.2 (14.5—20.2)	10.0 (9.4—10.4)	20.6 (18—23.8)	82 (80—84)	31 (23—38)
17.5 (15.5—20.1)	9.5 (8.9—10.9)	20.0 (17.1—22.5)	82 (79—86)	30 (25—42)
16.4 (15.1—18.8)	9.8 (8.8—10.6)	18.9 (15.9—21.3)	81 (80—83)	32 (23—39)
18.5 (16—23)	9.7 (9.1—10.6)	20.0 (18.2—22.8)	82 (80—84)	32 (25—40)
17.2 (15.7—18.2)	10.6 (9.5—12.3)	21.3 (19.2—24.2)	82 (78—84)	33 (28—40)
16.4 (14.9—17.5)	9.0 (8.5—9.6)	18.8 (18.4—19.4)	83 (82—84)	32 (28—34)
$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} > 0.02$ $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.05$ $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.001$ $P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$
Средние равны $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.002$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	Средние равны $P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} < 0.01$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$
$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} < 0.02$ $P_s > 0.1$	$P_{\bar{x}} > 0.1$ $P_s < 0.02$	$P_{\bar{x}} \text{ и } P_s > 0.1$

хвоста (см. рисунок). Но у двух взрослых нематод были серьезные нарушения в строении половых органов. Например, у одного самца — гибрида между самкой дитиленха земляники и самцом луковой нематоды — бурса отсутствовала, спиккулы не развились и выглядели в виде двух рядов разрозненных бесформенных образований, хвоста почти не было, если не считать небольшого тупо закругленного конуса высотой, равной анальному диаметру тела (см. рисунок). Второй случай относился к самке, полученной от скрещивания самца стеблевой нематоды земляники с самкой дитиленха клевера, у которой гонада была недоразвита, как у личинки. Среди родительских популяций, развившихся в период опытов по скрещиванию как в исходных, так и в общем растениях-хозяевах, отклонений от нормы мы не заметили.

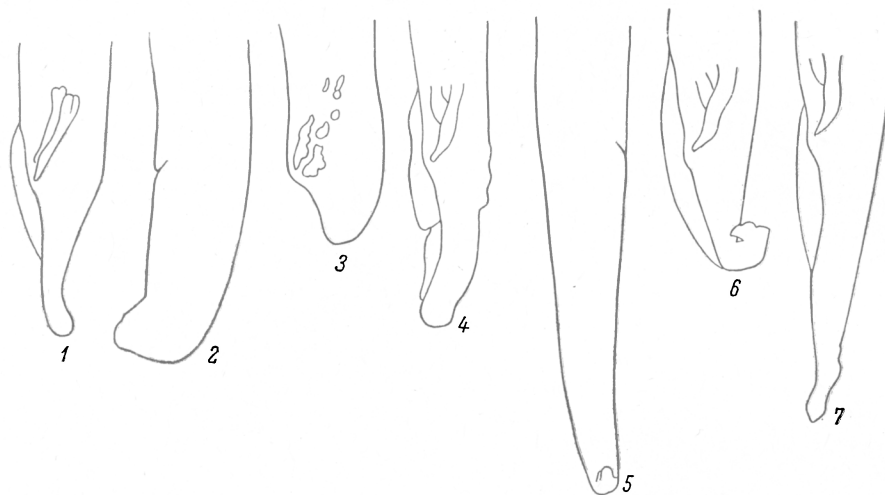
ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Взятые нами для скрещивания формы дитиленхов довольно близки друг к другу по величине тела и относятся к средним по размерам стеблевым нематодам. Диагностическое значение выявленных между ними анатомических и морфологических отличий невелико, поскольку известно, что эти признаки подвержены значительной изменчивости внутри одной и той же расы в зависимости от абиотических и биотических условий. Вариабильность длины тела закономерно влечет за собою изменение относительных размеров «периферических» частей тела, вследствие чего

меняются и пропорции тела. Оказывает влияние также случайность выборок, взятых для измерения особей.

Кормовая специализация стеблевых нематод лука, клевера и земляники разграничена не резко. Все они нормально питаются и интенсивно размножаются в луковицах лука, дитиленх клевера вызывал слабое поражение земляники (в вазонах), однако заразить клевер и землянику луковой нематодой нам не удалось. По литературным данным, дикие белый, розовый и красный клевера могут быть растениями-хозяевами земляничного дитиленха (Метлицкий, 1963).

Во всех взятых нами комбинациях родительских пар происходило скрещивание гельминтов и получено плодовитое потомство. Можно считать, что скрещивание наблюдалось в 100% опытов, поскольку единич-



Морфологические и анатомические аномалии у гибридов стеблевых нематод лука, земляники и клевера.

1, 2, 3 — при скрещивании ♀ З × ♂ Л; 4 — при скрещивании ♀ Л × ♂ З; 5, 6 — при скрещивании ♀ КЛ × ♂ Л; 7 — при скрещивании ♀ З × ♂ КЛ.

ные неудачные случаи были связаны с неблагоприятными условиями температуры и влажности и с нарушением стерильности среды. Гибриды первого поколения между стеблевыми нематодами лука и земляники, а также между дитиленхами лука и клевера размножались нормально, но гибриды F_1 между стеблевыми нематодами клевера и земляники размножались слабее родительских форм. Возможно, что дитиленхи клевера и земляники физиологически обособились друг от друга сильнее, чем стеблевые нематоды из лука и клевера, с одной стороны, из лука и земляники, с другой стороны.

Слабое размножение гибридов по сравнению с родительскими расами отмечено Штурханом, Эриксоном и Уэбстером. Например, в экспериментах Штурхана из 19 комбинаций родительских пар большая гибридная популяция была получена только при скрещивании самок из валерианы с самцами из овса (на бобах). В ряде комбинаций полученные Штурханом и Уэбстером гибриды оказались бесплодными. Кроме того, все 3 автора говорят о малом проценте удачных опытов.

Штурхан и Уэбстер наблюдали у гибридов морфологические аномалии главным образом в форме яиц, личинок и взрослых особей, преимущественно в хвостовой части тела в большем числе, чем в родительских популяциях. Авторы относят это за счет инбредности «чистых» линий, поскольку материалом для скрещивания служили нематоды из популяций, полученные от одной беременной самки. Эриксон также констатировал отклонения от нормы морфологии у гибридных особей, в основном деформацию хвоста, иногда ненормальную толщину тела, более заметную, чем приведено у Штурхана. Опыты по скрещиванию дитиленхов клевера и лю-

церны Эриксон ставил на каллюсах люцерны. По его мнению, аномалии в строении гибридов встречались не чаще, чем среди обычных, не гибридных популяций стеблевых нематод, выращиваемых на каллюсах растительных тканей. В наших опытах отклонения от нормы в строении нематод были замечены только среди гибридов. Возможно, что это объясняется случайностью подбора гельминтов в просмотренных выборках, так как обычно в естественных популяциях дитиленхов некоторые аномалии наблюдались нами неоднократно. В то же время можно предполагать, что морфологические и анатомические нарушения у гибридных особей являются следствием частичной физиологической несовместимости родительских форм.

Штурхан, Эриксон и Уэбстер, получив фертильные гибриды между стеблевыми нематодами из растений-хозяев, приходят к заключению о принадлежности скрещивающихся рас к одному виду. Тот факт, что стеблевые нематоды лука, земляники и клевера не резко обособлены по растениям-хозяевам, не отличаются по основным эколого-физиологическим признакам, не имеют четких морфологических и анатомических различий и, скрещиваясь, дают плодовитое потомство, склоняет нас к ранее высказанному мнению о необоснованности выделения их в самостоятельные виды, но от категорического вывода мы пока воздерживаемся по следующим причинам. В настоящее время стеблевые нематоды изучены недостаточно. Это относится к их строению и к другим характеристикам. Отсутствие четких различий в морфологии не всегда является достаточным основанием против видового разграничения близких форм. Известны экологические виды животных, физиологически изолированных вследствие специфики биологии. Физиологический критерий вида весьма важен, но также не абсолютен. Наличие скрещиваемости не дает полного права относить исследуемые формы к одному виду, так как науке известны случаи получения жизнеспособного потомства от скрещивания близких видов, в частности, это показано Поттером и Фоксом на гетеродерах (Potter and Fox, 1965). Выявленные у гибридных особей анатомические и морфологические аномалии в сочетании со слабым размножением гибридов говорят о необходимости внимательного отношения к решению вопроса о том, имеем ли мы дело с расами или с разными видами стеблевых нематод путем дальнейшего всестороннего тщательного изучения родительских форм и их гибридов нескольких поколений с привлечением разных, в том числе кариологических, методов исследования.

Л и т е р а т у р а

- Ладыгина Н. М. 1967. Материалы к изучению стеблевых нематод. Тр. Гельминтол. лабор. Изд. «Наука». М., 18 : 58—69.
- Метлицкий О. З. 1963. К изучению круга растений-хозяев земляничной формы *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1958). Матер. научн. конф. Всесоюз. общ. гельминтол. М., 1 : 201—202.
- Eriksson K. B. 1965. Crossing experiments with races of *Ditylenchus dipsaci* on callus cultures. *Nematologica*, 11 (2) : 244—248.
- Potter I. W. and I. A. Fox, 1965. Hybridization of *Heterodera schachtii* and *H. glycines*. *Phytopathol.*, 55 (7) : 800—801.
- Sturhan D. 1964. Kreuzungsversuche mit biologischen Rassen des Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). *Nematologica*, 10 (2) : 328—334.
- Sturhan D. 1966. Wirtspflanzenuntersuchungen an Bastardpopulation von *Ditylenchus dipsaci*-Rassen. *Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz*, 73 (3) : 168—174.
- Webster I. M. 1967. The significance of biological races of *Ditylenchus dipsaci* and their hybrids. *Ann. appl. Biol.*, 59 : 77—83.

ON PHYSIOLOGICAL COMPATIBILITY OF VARIOUS FORMS OF THE STEM
EELWORM. 1. CROSSING OF STEM EELWORMS FROM ONION, STRAWBERRY
AND RED CLOVER

N. M. Ladygina

SUMMARY

The crossing was carried out of stem eelworms from onion, strawberry, and red clover which developed in onion bulbs. Experiments were set up in bulbs of onion. Parental pairs in six combinations gave productive progeny. Reproduction of hybrids between stem eelworms from red clover and strawberry was weaker than in parental forms. The number of other hybrid populations and the number of eelworms in control tests was almost equal. Among hybrids there were solitary specimens with morphological anomalies, mainly in the form of the tail. In two cases serious breakage was noted in the development of genitalia. The subsequent generations are to be studied.

СПИСОК ЗАМЕЧЕННЫХ ОПЕЧАТОК В ЖУРНАЛЕ «ПАРАЗИТОЛОГИЯ»

<i>Страница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
Выпуск 6 за 1969 год			
559	6-я снизу	овса; самцов	овса. Происходило также скрещивание самцов и т. д.
567	13-я сверху	из растений-хозяев,	из разных растений-хозяев,